

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET  
BIOLOŠKI ODSJEK**

**Fotosinteza cijanobakterija - prvi korak u pretvorbi  
energije**

**Photosynthesis in cyanobacteria- first step of the  
energy conversion**

**SEMINARSKI RAD**

Adriana Matic

Preddiplomski studij znanosti o okolišu  
(Undergraduate Study of Environmental sciences)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Marija Gligora Udovič

Zagreb, 2018.

# SADRŽAJ

1. Uvod	2
2. Antena kompleksi (engl. antenna system) cijanobakterija	4
2.1. Fikobilisomi	4
3. Fotosustav II (PSII)	
3.1. Strukturna i funkcionalna građa	5
3.2. Transport elektrona u fotosustavu II	6
4. Citokrom $b_6f$ kompleks	7
5. Luminalni nosači elektrona – plastocijanin i citokromom $c_6$	8
6. Fotosustav I (PSI)	
6.1. Strukturna i funkcionalna građa	9
6.2. Transport elektrona u fotosustavu I	10
7. Zaključak	11
8. Literatura	12
9. Sažetak	14
10. Summary	14

## 1. Uvod

Cijanobakterije su vrlo raznolika skupina fotosintetski prokariotskih organizama koji pripadaju carstvu Bacteria. Cijanobakterije su fotosintetski prokarioti te su to jedni od najrasprostranjenijih organizama na Zemlji. One su globalno važni primarni proizvođači te su uključeni u biogeokemijske cikluse ugljika, dušika, fosfora te ostalih elemenata. Najčešće ih pronalazimo u slatkovodnim ekosustavima (rijeka, jezera, močvare) i morima, ali i u ekstremnim ekosustavima poput pustinja ili termalnih vrela. Smatra se da su se prvi preci cijanobakterija pojavili prije 2,8 milijardi godina, a danas razlikujemo preko 2000 vrsta cijanobakterija različitih oblika i veličina. Razlikujemo jednostanične, lančaste te kolonijalne oblike (Konopka, 2014.).

Kao što je spomenuto, cijanobakterije imaju sposobnost oksidacijske fotosinteze. Oksidacijska fotosinteza je jedan od najvažnijih procesa na Zemlji jer je to proces kojim se Sunčeva energija pretvara u kemijsku energiju. Oksidacijska fotosinteza događa se u tilakoidnim membranama koje se javljaju u paru. Tilakoidni prostor između para tilakoidnih membrana naziva se lumen. Nadalje, u cijanobakterija tilakoidne membrane ne formiraju grana (nakupine tilakoidnih membrana) što je inače karakteristično za biljke i alge (Vermaas, 2001).

U fotosintetskim organizmima svjetlost apsorbiraju pigmenti tilakoidnih membrana, od kojih su najvažniji klorofili *a* koje sadrže sve cijanobakterije. Osim klorofila *a*, razlikujemo i pomoćne pigmente koje nazivamo karotenoidi. Karotenoidi apsorbiraju svjetlost valnih duljina koju ne može apsorbirati klorofil *a* (Colyer et al. 2005). Za razliku od biljaka, tilakoidne membrane cijanobakterija sadrže i pigmente koji se nazivaju fikobiliproteini. Većina cijanobakterija sadrži plave fikobiliproteine - fikocijanin i alofikocijanin, a određene vrste sadrže fikoeritrin i fikoeritrocijanin koji stanici daje karakterističnu crvenu boju. Fikobiliproteini formiraju velike sustave antena koji se nazivaju fikobilisomi (Middepogu et al., 2012).

Reakcija oksidacijske fotosinteze počinje hvatanjem svjetlosti sustavom antena. Sustav antena prenosi ekscitacijsku energiju do reakcijskih središta. Apsorpcija svjetlosti inducira prijenos elektrona iz reakcijskih centara po tilakoidnim membranama. Cijanobakterije imaju dva fotosustava, fotosustav I (PSI) i fotosustav II (PSII). Fotosustavi cijanobakterija funkcionalno su povezani plastokinonom (PQ), citokromom  $b_6f$  kompleksom i

The diagram illustrates the photosynthetic electron transport chain in *Synechococcus elongatus*. It shows the flow of electrons from light energy ( $h\nu$ ) through the Phycobilisome (PE, PC, AP), Photosystem II (PsbO, PsbV, D1, D2, cp47, cp43), the Quinone pool, the Cytochrome  $b_6/f$  complex (Cyt  $b_6$ , Cyt  $f$ , Pet D, FeS), and Photosystem I (PsaA, PsaB, PsaC, PsaD, PsaE, PsaF, PsaK, PsaL, FLVD, Fd) to ATP synthase. The process occurs across the Thylakoid membrane, separating the Chloroplast stroma and Thylakoid lumen. Key components include FNR, Fd, and PC. The final products are  $2H^+$  and  $\frac{1}{2} O_2$  from Photosystem II, and  $2 \times 2H^+$  from the Cytochrome  $b_6/f$  complex, which drive ATP synthesis.

Fotosustav II katalizira prijenos elektrona od vode do plastokinona (PQ). Iz P680 (fotoaktivirano reakcijsko središte PSII) elektron se prenosi kroz membranu na čvrsto vezani plastokinon  $Q_A$ . Nadalje se elektroni prenose na pokretne plastokinone  $Q_B$  koji prihvaćaju dva elektrona i dva protona. Samim time dolazi do redukcije  $Q_B$  i on napušta PSII kao reducirani plastokinol ( $PQH_2$ ). Plastokinol lateralnom difuzijom dolazi do citokrom  $b_6f$  kompleksa čija je glavna uloga prijenos elektrona s plastokinola na plastocijanin (PC). Plastocijanin je topljivi protein koji se nalazi na luminalnoj strani tilakoida (Nelson i Cox, 2013). U određenim cijanobakterijama, citokrom  $c_6$  zamjenjuje plastocijanin (Vermaas, 2001). Reducirani plastocijanin napušta  $b_6f$  kompleks. PSI ima velike sustave antena kojima hvata svjetlost te ju prenosi u središte kompleksa. Kada ekscitacijska energija dosegne P700 formira se oksidirani oblik  $P700^+$ . Elektron se prenosi do ferodoksina. Ferredoksin prenosi elektron do ferredoksin-NADP reduktaza koja provodi redukciju  $NADP^+$  u NADPH. Prijenos elektrona je završen redukcijom oksidiranog oblika  $P700^+$  na luminalnoj strani uz pomoć plastocijanina ili citokroma  $c_6$ . Protokom elektrona stvara se gradijent protona u tilakoidnoj membrani koji onda iskorištava ATP sintaza za sintezu ATP (Nelson i Cox, 2013).

## 2. Antena kompleksi (engl. *antenna system*) cijanobakterija

Fotosintetski organizmi poput cijanobakterija imaju fotosustave. Fotosustavi su građeni od antena kompleksa (engl. *antenna system*) i reakcijskog središta (engl. *reaction center* – RC) (Nelson i Cox, 2013).

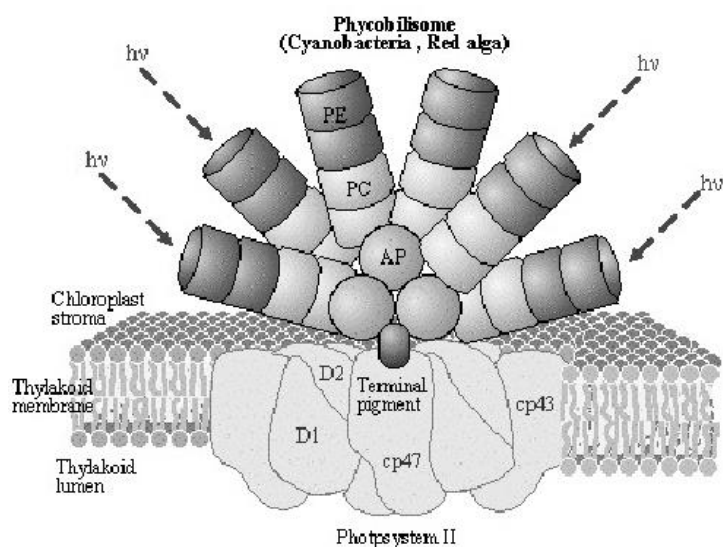
Funkcija reakcijskog središta je primanje energije od strane antena kompleksa i pretvaranja iste u kemijsku energiju. Sastoji se od integriranih membranskih proteina i klorofila. U fotosintetskih organizama klorofil *a* (Chl *a*) je univerzalni pigment reakcijskih središta. Antena kompleksi sastoje se od vanjskog dijela te od unutrašnjeg dijela. Vanjski dio na sebe veže veliki broj fotosintetskih pigmenata te se naziva kompleks za hvatanje svjetlosti (eng. *light harvesting complex* (LHC)). Glavna uloga LHC je prikupljanje fotona svjetlosti. Nadalje, unutrašnji dio antena kompleksa naziva se „*core-complex*“ te je integrirani dio reakcijskog središta. Njegova glavna uloga je prijenos fotona u reakcijsko središte fotosustava (Nelson i Cox, 2013).

Antena kompleksi evolucijskih odvedenih biljaka i zelenih algi nazivaju se još i CAB polipeptidi (engl. *chlorophyll a/b binding*). Uz PSII vezan je LHCII koji na sebe veže klorofile *a*, klorofile *b* i ksantofile dok je uz PSI vezan je LHCI koji veže molekule klorofila *a* i *b* i molekule karotenoida (Nelson i Cox, 2013). Nasuprot tome, antena kompleks cijanobakterija sastoji se od klorofila *a* i fikobilisoma (PBSs) (Middepogu et al., 2012).

### 2.1 Fikobilisomi (PBSs)

Osim klorofila *a* koji je dio antena kompleksa cijanobakterija, razlikujemo i pomoćne antenalne komplekse koji se nazivaju fikobilisomi (PBSs) (Middepogu et al., 2012). Glavna uloga PBSs je apsorpcija i transdukcija svjetla. Također, smatra se da PBSs može poslužiti kao izvor hranjivih tvari ukoliko dođe do nestašice dušika, ugljika ili sumpora (Parmar et al., 2011). Sastoje se od pigmentiranih proteinskih podjedinica koje nazivamo fikobiliproteinima. Struktura fikobilisoma prikazana je na slici 2.

Fikobiliproteini apsorbiraju zeleni dio spektra u rasponu od 450 do 670 nm. To predstavlja dio spektra koji ne može apsorbirati klorofil *a*. Svaki protein ima svoj apsorpcijski spektar jer sadrži vlastite kromofore. Razlikujemo fikocijanine (PC) te alofikocijanine (AP). Međutim, u određenih vrsta cijanobakterija pronalazimo i fikoeritrine (PE) i fikoeritrocijanine. (Grossman et al., 1993).



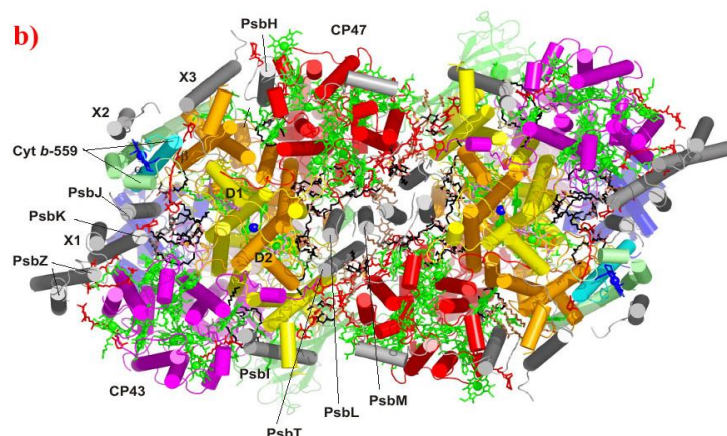
Slika 2. Struktura fikobilisoma u cijanobakterija (preuzeto iz Middepogu et al., 2012)

Nadalje, svaki protein apsorbira svjetlost te se energija prenosi kroz fikobiliproteine prema sljedećem redu: fikoeritrin → fikocijanin → alofikocijanin → klorofil *a* (Grossman et al., 1993).

### 3. Fotosustav II (PSII)

#### 3.1 Funkcionalna i strukturna građa fotosustava II

PSII je proteinski kompleks koji ima dimernu strukturu te se sastoji od 17 proteinskih podjedinica koji na sebe vezuju 35 do 40 klorofila te 8 do 12 karotenoida. Proteinske podjedinice nazvane su prema njihovim genima: od PsbA do PsbO, PsbU, PsbV i PsbX. Dvije centralne podjedinice koje formiraju srž reakcijskog središta nazivaju se D1 (PsbA) i D2 (PsbD), dok su veliki antena proteini nazvani CP43 (PsbB) i CP47 (PsbC). Jedna monomerna jedinica PSII sastoji se od 14 membranskih proteinskih podjedinica i tri luminalne podjedinice, PsbO, PsbU i PsbV (citokrom c550) koji nemaju transmembransku alfa - zavojnicu. Slika 3 prikazuje jednu monomernu jedinicu dimerne strukture PSII (Guskov et al., 2009)



Slika 3. Prikaz dimerne strukture fotosustava II pri rezoluciji 2.9-Å. Preuzeto iz Guskov et al., 2009.

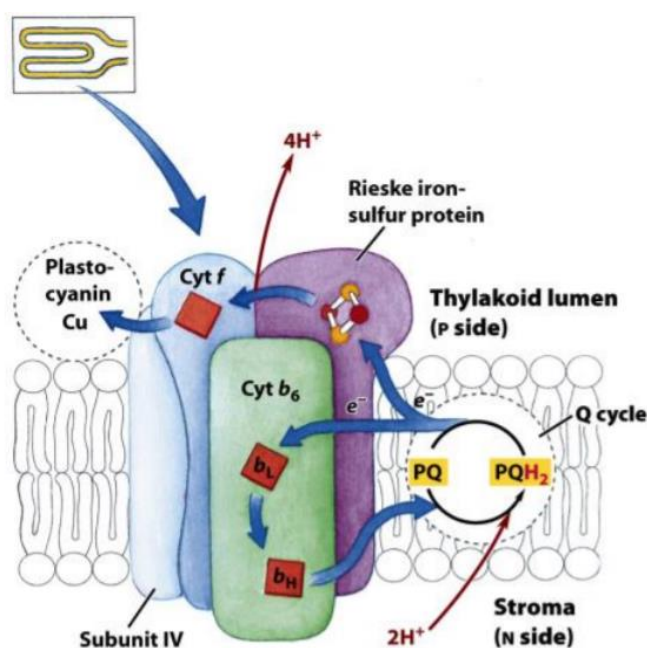
PSII sastoji se od tri strukturno i funkcionalno različita dijela - antena kompleks, reakcijsko središte te kompleks koji ima funkciju ekstrakcije kisika iz vode (engl. *oxygen-evolving complex*). Svjetlost za fotoreakcije u fotosustavu II skupljaju fikobilisomi te srž antena sustava koja sadrži 35 klorofila i 11 karotenoida. Nadalje, Reakcijsko središte fotosustava II je heterodimer, građen od D1 (PsbA) i D2 (Psd). Na proteinske jedinice se vežu ključne molekule fotosustava II, a to su četiri molekule klorofila *a*, dvije molekule feofitina (vezane na D1 i D2) i dvije molekule plastkinona ( $Q_A$  vezan na D2, a  $Q_B$  je vezan na D1) (Guskov et al., 2009). Za razliku od ostalih, fotosustav II je jedini koji ima kompleks koji ima funkciju ekstrakcije kisika iz vode (engl. „*oxygen-evolving complex*“- OEC). On je vezan na proteinske podjedinice D1 i D2. Dolazi do fotolize vode i nastanka kisika. Za fotolizu vode potrebna je apsorpcija četiriju fotona kako bi se manganovo središte moglo reducirati (Heinz et al., 2016). Sumarna reakcija fotolize je:  $2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{e}^- + 4 \text{H}^+ + \text{O}_2$ .

### 3.2. Transport elektrona u fotosustavu II

Fotosustav II svjetlosnu energiju koristi za oksidaciju vode i redukciju plastokinona. Proces počinje odvajanjem naboja s P680 u reakcijskom središtu na feofitin. Od feofitina se elektron prenosi na primarni akceptor plastokinon  $Q_A$ , te nakon toga na  $Q_B$ . Prihvatanjem dva elektrona i dva protona  $Q_B$  se potpuno reducira i protonira. Odvaja se od reakcijskog središta i difundira do citokrom  $b_6f$  kao reducirani plastokinol ( $\text{PQH}_2$ ) (Nelson i Cox, 2013).

#### 4. Citokrom b<sub>6</sub>f kompleks

Između fotosustava I i fotosustava II u tilakoidnim membranama, nalazi se veliki proteinski kompleks koji se naziva citokrom b<sub>6</sub>f kompleks. Citokrom b<sub>6</sub>f je multiproteinski kompleks. Razlog tamno smeđe boje kompleksa su pigmenti koji se vežu na kompleks. Svaka monomerna podjedinica sastoji se od osam podjedinica i nekoliko kofaktora (slika 4.). Četiri podjedinice se smatraju velikim podjedinicama - hem tipa c (kovalentno vezan za protein; citokrom f), Rieske željezo-sumpor protein (dva atoma željeza povezana dvama atomima sumpora; FeS<sub>R</sub>), hem tipa b (nije kovalentno vezan za protein; citokrom b<sub>6</sub>) i podjedinica IV. Ostali proteini smatraju se malim hidrofobnim podjedinicama a to su: PetG, PetL, PetM i PetN (Kurusu et al. 2003).



Slika 4. Shematski prikaz strukture kompleksa citokrom b<sub>6</sub>f i Q ciklus (preuzeto iz Nelson i Cox 2008)

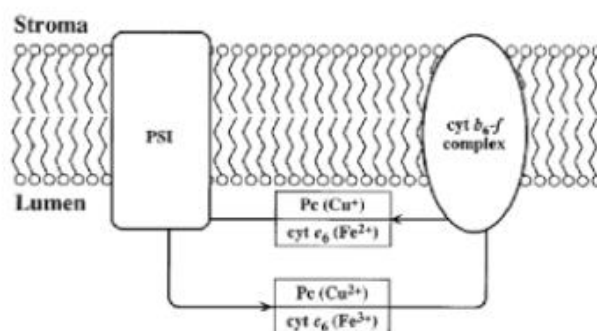
Glavna uloga citokroma b<sub>6</sub>f kompleksa je da predstavlja funkcionalni intermedijer između fotosustava I i fotosustava II. Molekula koja prenosi elektrone i protone od PSII do citokroma b<sub>6</sub>f kompleksa je pokretni plastokinon u svojoj reduciranoj formi s dva dodatna protona - plastokinol (PQH<sub>2</sub>). Međutim, za razliku od ostalih fotosintetskih proteina, dva elektrona se ne prenose na isti način. Prvi se elektron prenosi linearno prema fotosustavu I. Veće podjedinice, FeS<sub>R</sub> te citokrom f koji se nalaze na luminalnoj strani upravljaju i sudjeluju u ovom transportu. FeS<sub>R</sub> prihvaća elektron s PQH<sub>2</sub> i predaje ga citokromu f. Citokrom f njime



reducira molekulu plastocijanina. Zatim plastocijanin primljenim elektronom reducira oksidirano reakcijsko središte fotosistema I -  $P700^+$ . Drugi elektron prolazi ciklički proces. U tom procesu hem tipa b preuzima elektron  $PQH_2$  te ga prenosi na stromalnu stranu membrane. Ovaj mehanizam naziva se Q ciklus. Naposljetku dva su elektrona predana su fotosistemu I gdje se odvijaju daljnji prijenos elektrona (Kurusu et al. 2003).

## 5. Luminalni nosači elektrona – plastocijanin i citokrom $c_6$

Ovo su male molekule koje su topive u vodi te imaju ulogu nosača elektrona i nalaze se na luminalnoj strani tilakoidne membrane te sudjeluju u prijenosu elektrona (Hope, 2000). Većina biljaka i cijanobakterija kao nosače elektrona ima plastocijanin, međutim u određenih vrsta cijanobakterija, ali i zelenih algi citokrom c može zamijeniti plastocijanin. Koja će se od dva proteina sintetizirati ovisi o količini bakra dostupnog organizmu. Opaženo je da se sinteza plastocijanina povećava ukoliko se povećava količina bakra. Za razliku od toga, u prisustvu veće količine bakra sinteza citokroma c se smanjuje. (Vermas, 2001). Prijenos elektrona od PSII do citokroma  $b_6f$  kompleksa odvija se uz pomoć PQ u tilakoidnim membranama. Međutim, kada elektron napusti citokrom  $b_6f$  kompleks privremeno napušta tilakoidnu membranu i putuje kroz lumen uz pomoć drugog tipa nosača elektrona. Odnosno, prenosi se od membranskog proteinskog kompleksa citokrom  $b_6f$  (citokrom f ) kompleksa do



PSI bilo od strane plastocijanina ili citokroma  $c_6$  (slika 5) (Hope, 2000).

Slika 5. Shematski prikaz prijenosa elektrona između citokroma  $b_6f$  i fotosustava I (Navarrao et al. 1997)

Glavni cilj je predaja elektrona fotosustavu I. U trenutku kada nosač elektrona preda elektrone oksidiranom reakcijskom središtu PSI -  $P700^+$  završava se prijenos elektrona te

nosač elektrona laminarnom difuzijom prelazi opet u lumen i sam ciklus počinje ponovno (Kurusu et al. 2003).

## 6. Fotosustav I (PSI)

### 6.1. Funkcionalna i strukturna građa PS I

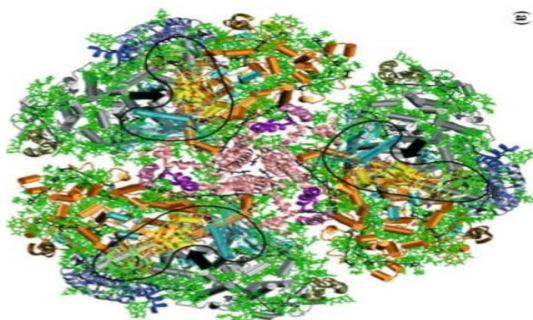
PSI je membranski kompleks čija molekularna težina iznosi 1,068,000 Da (Fromme et al, 2003). To je najkompleksniji membranski protein čija je struktura utvrđena (Golbeck, 1992).

PSI apsorbira svjetlost preko velikog sustava antena koji se sastoji od klorofila i karotenoida te prenosi energiju u središte kompleksa. Samim time inducira transmembranski prijenos elektrona od plastocijanina na luminalnoj strani do ferodoksina na stromalnoj strani membrane (Fromme et al 2003).

Bitno je napomenuti da u nekih cijanobakterija, ali i zelenih algi citokrom tipa c može preuzeti ulogu nosača elektrona te zamijeniti plastocijanin (Vermas, 2001).

PSI cijanobakterija postoji *in vivo* u monomernom ili trimernom obliku (kao monomer ili trimer) (slika 5). Stabilnost i dominantnost oligomera znatno ovisi o ekološkim čimbenicima, ali i o samoj vrsti cijanobakterija (Fromme et al.,2003). Najznačajnije svojstvo je veliki broj kofaktora koji su važni za funkciju proteina. PSI je trimer koji se sastoji od 36 proteina sa 381 nekovalentno vezanih kofaktora. Svaki monomer PSI sastoji se od 96 Chls , 22  $\alpha$ -Cars, 2 filokinon molekule te 3 [4Fe-4S] klaster i 4 lipida (Grotjohann i Fromme, 2005).

Jedna monomerna jedinica sastoji se od 12 različitih proteina (PsaA, PsaB, PsaC, PsaD, PsaE, PsaF, PsaI, PsaJ, PsaK, PsaL, PsaM and PsaX) na kojih je nekovalento vezano 127 kofaktora (Grotjohann i Fromme, 2005)



Slika 6. Trimerni oblik fotosustava I pri rezoluciji od 2.5 Å. Preuzeto iz Grotjohann i Fromme, 2005.

## 6.2. Transport elektrona u fotosustavu I

Procesi koje katalizira fotosustav I mogu se podijeliti u procese hvatanja svjetlosti i prijenosa ekscitacijske energije te u procese prijenosa elektrona. Veliki sustav antena ima ulogu hvatanja svjetlosti te se sastoji od 90 klorofila i 22 karotenoida. Ekscitacijska energija prenosi se u reakcijsko središte fotosustava gdje se nalazi lanac transporta elektrona. Lanac transporta elektrona se sastoji od šest klorofila, dva filokinona i tri 4Fe4S klastera. U trenutku kada ekscitacijska energija dođe do reakcijskog središta P700 formira se oksidacijski oblik P700<sup>+</sup>. Apsorpcija svjetlosti inducira prijenos elektrona iz reakcijskog centra P700 na molekulu A (molekula Chl a), molekulu A<sub>0</sub> (također, molekula Chl a), A<sub>1</sub> (filokinon molekula) te zatim na 3 [4Fe-4S] klastera, F<sub>X</sub>, F<sub>A</sub> i F<sub>B</sub>. Potom se elektron prenosi od terminalnog 4Fe4S klastera - F<sub>B</sub> do 2Fe2S klastera ferodoksina. Feredoksin prenosi elektron do feredoksin-NADP reduktaze što napokon dovodi do redukcije NADP<sup>+</sup> u NADPH. Plastocijanin ili citokrom c<sub>6</sub> ponovno reducira oksidirani oblik P700<sup>+</sup> (Fromme et al., 2003). Gradijent protona se stvara tilakoidnoj membrani kao posljedica prolaska elektrona kroz citokrom b<sub>6</sub>f kompleks. Gradijent protona koji iskorištava ATP sintaza za sintezu ATP od ADP i P<sub>i</sub> (Nelson i Cox, 2013).

## 7. Zaključak

U posljednjih 15 godina vrlo značajni napredak je ostvaren u razumijevanju primarnih procesa fotosinteze. Opisana je većina struktura glavnih kompleksa fotosinteze koji kataliziraju hvatanje svjetlosti i sam transport elektrona. Samim time počinje se razumijevati fundamentalni proces koji omogućuje energiju svim evolucijskim naprednijim organizmima. Bez obzira na to, još uvijek postoji jako puno neriješenih pitanja poput interakcija fotosintetskih aparata i regulacija fotosintetske mašinerije. Međutim, jedno od najvažnijih pitanja na koje još uvijek ne znamo odgovor je upravo kako je došlo do mehanizma fotolize vode kojeg su upravo cijanobakterije razvile prije 2,8 milijardi godina i samim time omogućile razvitak evolucijskih naprednijih organizama.

Trenutno se u svijetu borimo sa vrlo značajnim problemima pogotovo s ekstremnim potrebama za resursima koji polako nestaju. Ukoliko bismo mogli poboljšati efikasnost fotosinteze te naposljetku razviti umjetnu fotosintezu to bi uvelike pomoglo našoj budućnosti. Kako bismo to postigli, prvobitno moramo razumjeti procese i mehanizme prirodne fotosinteze.

Iz navedenih razloga krucionalno je da nastavimo istraživati fotosintezu, a cijanobakterije su upravo organizmi koji na mogu pomoći u tome s obzirom da su to prvi organizmi za koje znamo da su imali tu sposobnost.

## 8. Literatura

Colyer, C., Kinkade, C., Viskari, P. and Landers, J. (2005). Analysis of cyanobacterial pigments and proteins by electrophoretic and chromatographic methods. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 382 (3), pp. 559-569.

Nelson, D., Cox, M. and Lehninger, A. (2008). *Lehninger principles of biochemistry*. New York: Worth Publishers

Nelson, D., Cox, M. and Lehninger, A. (2013). *Lehninger principles of biochemistry*. New York: Worth Publishers, pp.769 - 818.

E. Konopka, A. (2014). Cyanobacteria. *AccessScience (McGraw-Hill Education, 2014)*.

Fromme, P., Melkozernov, A., Jordan, P. and Krauss, N. (2003). Structure and function of photosystem I: interaction with its soluble electron carriers and external antenna systems. *FEBS Letters*, 555(1), pp.40-44.

Golbeck, J. (1992). Structure and Function of Photosystem I. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43(1), pp.293-324.

Grossman, A., Schaefer, M., Chiang, G. and Collier, J. (1993). Environmental effects on the light-harvesting complex of cyanobacteria. *Journal of Bacteriology*, 175 (3), pp. 575-582.

Grotjohann, I. and Fromme, P. (2005). Structure of cyanobacterial Photosystem I. *Photosynthesis Research*, 85 (1), pp. 51-72.

Guskov, A., Kern, J., Gabdulkhakov, A., Broser, M., Zouni, A. and Saenger, W. (2009). Cyanobacterial photosystem II at 2.9-Å resolution and the role of quinones, lipids, channels and chloride. *Nature Structural & Molecular Biology*, 16 (3), pp. 334-342.

Hope, A. (2000). Electron transfers amongst cytochrome f, plastocyanin and photosystem I: kinetics and mechanisms. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1456 (1), pp. 5-26.

Heinz, S., Liauw, P., Nickelsen, J. and Nowaczyk, M. (2016). Analysis of photosystem II biogenesis in cyanobacteria. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1857 (3), pp.274-287.

Jordan, P., Fromme, P., Witt, H., Klukas, O., Saenger, W. and Krauß, N. (2001). Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature*, 411(6840), pp.909-917.

Kurisu, G. (2003). Structure of the Cytochrome b<sub>6</sub>f Complex of Oxygenic Photosynthesis: Tuning the Cavity. *Science*, 302(5647), pp.1009-1014.

Middepogu, A. and Yogananda, R. (2002). Structural organization and functions of phycobiliproteins in cyanobacteria. *International journal of plants animal and environmental science*, 2(2).

Parmar, A., Singh, N., Kaushal, A., Sonawala, S. and Madamwar, D. (2011). Purification, characterization and comparison of phycoerythrins from three different marine cyanobacterial cultures. *Bioresource Technology*, 102 (2), pp. 1795-1802.

Vermaas, W. (2001). Photosynthesis and Respiration in Cyanobacteria. *Encyclopedia of Life Sciences*.

Chm.bris.ac.uk. (2018). *The Origin of Life - the rise of the Oxygen Evolving Complex*. [online] Available at: <http://www.chm.bris.ac.uk/motm/oec/motm.htm> [Accessed 15 Sep. 2018].

## 9. Sažetak

Oksidacijska fotosinteza je proces kojim se Sunčeva energija pretvara u kemijsku energiju. Fotosintetski prokarioti koji imaju sposobnost fotosinteze su cijanobakterije. Oksidacijska fotosinteza događa se u tilakoidnim membranama gdje svjetlost apsorbiraju pigmenti. U cijanobakterija razlikujemo sljedeće pigmente - klorofili *a*, karotenoide i fikobiliproteine.

Reakcija oksidacijska fotosinteze počinje hvatanjem svjetlosti sustavom antena koja se onda prenosi do dva velika fotosustava - fotosustav II i fotosustav I koji su funkcionalno povezani plastokinonom (PQ), citokromom  $b_6f$  kompleksom i luminalnim nosačima elektrona. Reakcije lanca transporta elektrona dovode do elektrokemijskog protonskog gradijenta koji pokreće sintezu ATP uz pomoć ATP sintaze.

U ovom radu opisana je struktura i funkcija glavnih proteinskih kompleksa koji kataliziraju prvi korak u pretvorbi energije.

## 10. Summary

Oxygenic photosynthesis is the process of transforming light energy from the Sun into chemical energy. Photosynthetic prokaryotes that have the ability of photosynthesis are cyanobacteria. Oxidation photosynthesis occurs in thylakoid membranes where pigments absorb light. In cyanobacteria we have the following pigments - chlorophylls, carotenoids and ficobyl proteins.

The oxygenic photosynthesis begins by capturing the light by an antenna system and transferred to two large photosystems - the photosystem II and the photosystem I, which are functionally coupled by the plastoquinone (PQ), the cytochrome  $b_6f$  complex and luminal electron carriers. The reactions of electron transport chain lead to an electrochemical proton gradient, which drives synthesis of ATP by molecular motor, the ATP synthase.

This paper describes the structure and function of main protein complexes that catalyze the first step in energy conversion.